BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 35 — N° 3, 1963, pp. 275-290.

SUR QUELQUES PARTICULARITÉS ANATOMIQUES DES ORGANES INFRACÉRÉBRAUX DE PÉRIPATES CARAÏBES (ONYCHOPHORES)

Par A. BADONNEL

I. — Introduction.

Découverts par Grube dès 1853, les organes infracérébraux constituent l'un des caractères les plus originaux de l'anatomie céphalique des Péripates ; l'intérêt qu'ils ont suscité a donné lieu à des recherches variées, dont les résultats peuvent être résumés de la façon suivante :

1° Chez l'embryon, ils dérivent, avec la plus grande partie du cerveau auquel ils sont d'abord étroitement fusionnés, de deux zones de prolifération ectodermiques ventrales, situées dans la région antérieure de la tête correspondant au segment antennaire (Kennel, 1888, Sedgwick, 1887 et 1888 ; Pflugfelder, 1949) ; ces zones sont homologues aux organes ventraux des segments du tronc, qui donnent naissance aux « ganglions imparfaits » de la double chaîne ventrale. D'abord développés sous forme d'un massif cellulaire plein, leur ébauche se creuse bientôt d'une cavité résultant d'une invagination ventrale (stade E de Sedgwick, 1885) qui se ferme ultérieurement (fin du stade F) ; ensuite, le cerveau se déplaçant vers la face dorsale de la tête, ils s'individualisent en faisant saillie sur sa face ventrale.

2° Leur forme est généralement ovoïde ou grossièrement conique ; ils sont rattachés au ganglion cérébroïde par une région plus ou moins large, le *pédoncule*, auquel est suspendue une *vésicule*, que tous les auteurs s'accordent à considérer comme formée d'une chambre unique, entièrement close (la figure donnée par Cuénot, 1949, p. 11, montre néanmoins un canalicule apical). Au point de vue structural, on sait que chaque organe est limité par un prolongement plus ou moins épais du neurilemme, et que le pédoncule est séparé du cerveau par une lame de même nature, d'apparition secondaire (Pflugfelder, 1949, p. 472) ; cette lame présente des fenêtres, surtout périphériques (Saint-Rémy, Duboscq, Dakin, Fedorow, Cuénot) qui maintiennent des communications entre cerveau et pédoncule. Pour Duboscq, le pédoncule serait un ganglion intermédiaire, subdivisé par des cloisons supplémentaires dérivées du neurilemme, et composé de cellules bipolaires ou fusiformes, dont certaines émigreraient

vers le cerveau qu'elles enrichiraient en neurones ou en éléments névrogliques. Cette opinion n'est pas partagée par DAKIN ni, après lui, par FEDOROW (1929) ; et CUÉNOT ne la rappelle qu'avec prudence. La paroi de la vésicule est formée par plusieurs assises cellulaires, dont le plus grand nombre sont allongées radialement, comme l'a indiqué le premier SAINT-RÉMY [1] ; divers auteurs (DUBOSCQ, DAKIN, SANCHEZ) ont représenté cette paroi fortement amincie le long du bord apical. Enfin, DUBOSCQ a le premier attiré l'attention sur les nombreuses mitoses observées, surtout dans la zone qui limite la cavité vésiculaire.

3° La fonction des organes infracérébraux est restée longtemps énigmatique. Il furent d'abord interprétés par GRUBE comme organes auditifs, et ZOGRAF (1892, pp. 280 et 281) les a homologués aux organes nucaux des Polychètes ; mais la découverte par plusieurs auteurs (BALFOUR, DAKIN) d'un corps réfringent, à structure en bulbe d'oignon, occupant la cavité de la vésicule, conduisit à soupçonner la possibilité d'un rôle glandulaire, que SANCHEZ (1958) démontra définitivement en utilisant les techniques de coloration des produits de neuro-secrétion. Mais comme d'autres auteurs (SAINT-RÉMY, DUBOSCQ, probablement CUÉNOT, d'après sa figure) n'ont pas retrouvé le corps réfringent, il est vraisemblable que la sécrétion obéit à un rythme dont la période et la cause restent à déterminer. SANCHEZ pense que le corps réfringent est le résultat du mélange d'une secrétion Gomori positive de neurones cérébraux et d'une production directe de la vésicule, colorable par la phloxine ; cependant GABE, qui a le premier signalé l'existence de cellules neurosécrétrices chez les Péripates (1954), ne croit pas à des connexions directes entre celles-ci et la vésicule. Il faut enfin rappeler que DUBOSCQ a interprété l'organe infra-cérébral comme générateur possible de cellules nerveuses ou gliales.

Le résumé précédent met en évidence un certain nombre de divergences, parfois de contradictions, entre les faits rapportés par les différents auteurs, et aussi entre leurs interprétations. Plusieurs problèmes restent ainsi posés, relatifs en particulier à la nature exacte du pédoncule, et à ses relations réelles avec le cerveau et la vésicule. Cette note apporte quelques données inédites, susceptibles de montrer sous un jour nouveau quelques-unes de ces questions.

II. — MATÉRIEL ÉTUDIÉ.

Le Laboratoire de Zoologie des Arthropodes du Muséum national d'Histoire naturelle possède la collection de coupes exécutées par BUXTON lors de ses recherches sur les glandes coxales des Arachnides, et qu'il a utilisées pour la rédaction de son mémoire de 1913. Cette collection contient en particulier 26 séries de préparations, relatives à 7 représentants de trois espèces de Péripates caraïbes :

— *Peripatus* (*Plicatoperipatus*) *jamaicensis* Grabham et Cockerell : 1 ♀ fixée au sublimé, 1 ♀ fixée au formol.

1. Les figures de SEDGWICK (1887, pl. XXXVI, fig. 33, et 1888, pl. XXVI, fig. 2 et 3) montrent nettement cette disposition, que l'auteur ne mentionne pas dans son texte.

— *Peripatus juliformis swainsonae*[1] Cockerell : 1 ♂ fixé au sublimé, 1 ♀ fixée au formol.

— *Peripatus* (*Epiperipatus*) *nicaraguensis isthmicola*[1] Bouvier (3 ♀ fixées au Bouin-Duboscq).

Les deux premières espèces proviennent de la Jamaïque, la troisième de Costa Rica.

Encore qu'exécutées en 1911 et 1912, les coupes sont dans un état de conservation qui permet leur utilisation pour une bonne étude d'anatomie topographique. Les colorations employées, presque toujours hémalun-safranine-orangé, avec parfois remplacement de la safranine par le rouge neutre ou la fluorescéine, ou de l'orangé par la thionine, n'autorisent d'ailleurs pas des observations d'un autre caractère. Sur les bords des lames, les coupes sont souvent plus ou moins décolorées ; l'emploi du microscope à contraste interférentiel a largement obvié à ce défaut.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que, jusqu'à présent, aucun organe infracérébral de Péripates caraïbes n'a été étudié histologiquement. Pour ses recherches embryologiques, Kennel a utilisé *Peripatus* (*Macroperipatus*) *torquatus* Kennel et *Peripatus* (*Epiperipatus*) *trinitatis*[2] Sedgwick, qui appartiennent à la même province géographique, mais il n'a pas poussé son analyse au delà du développement de l'organe ; l'étude actuelle comble donc une lacune importante. Néanmoins, d'après Bouvier (1905), les Péripates caraïbes ne représentent pas le groupe le plus primitif du grand genre *Peripatus*, dont les espèces andicoles seraient les plus archaïques ; or, aucune de celles-ci n'a été étudiée jusqu'à présent, relativement aux organes infracérébraux. Des trois espèces considérées ici, *juliformis* serait la plus proche des andicoles (Bouvier, p. 222), tandis que *nicaraguensis* représenterait la plus évoluée (p. 333), et pourrait être considérée comme une forme conduisant à *Peripatus* (*Mesoperipatus*) *tholloni* (Afrique équatoriale), étudié par Fedorow (1926, 1929).

III. — Développement des organes infracérébraux.

Les données relatives à ce développement sont suffisamment connues pour qu'une contribution supplémentaire paraisse superflue. La plus récente, due à Pflugfelder (1948), précise comment les organes se séparent du massif cellulaire qui donne la plus grande partie du ganglion cérébroïde. Il s'agit, non pas d'un clivage, mais de l'apparition d'une membrane basale, première ébauche du futur névrilemme intermédiaire. Chez l'espèce étudiée par Pflugfelder, *Paraperipatus amboinensis* Pfl., cette basale apparaît précocement, les invaginations ventrales n'étant pas encore fermées (fig. 35, p. 472).

Chez les espèces étudiées ici, l'apparition de la basale est plus tardive ;

1. D'abord décrites comme variétés, ont été élevées au rang d'espèce par Clark (1913, pp. 17 et 18) ; on leur conserve ici le statut de sous-espèces, qui rend mieux compte de leurs affinités.

2. Cette espèce est désignée par erreur, dans les travaux de Kennel, sous le nom de *Peripatus edwardsi* E. Blanchard (Bouvier 1905, p. 291).

elle est annoncée par l'orientation, selon une assise plus ou moins régulière, de cellules reconnaissables à leur noyau aplati ; la basale elle-même n'est visible, sous forme d'une très mince membrane, qu'à un stade plus avancé, la vésicule interne de l'organe étant déjà complètement fermée. Il est vraisemblable que des différences génériques, voire même spécifiques, interviennent dans la vitesse du développement.

Quoi qu'il en soit, il existe une forte probabilité pour que les cellules génératrices de la basale représentent des éléments homologues aux cellules gliales épithéliales qui engendrent la *lamella neuralis* du névrilemme des Arthropodes ; et l'on verra plus loin que des cellules semblables doivent persister dans l'organe adulte, où elles manifestent plus tardivement leur potentialité. Fedorow, suivant Schneider (1902), désigne ces éléments comme « Hüllgewebezellen » (1926, p. 280, et 1929, p. 307) ; il rappelle à cette occasion que Schneider leur attribue une origine mésodermique, un tissu glial d'origine ectodermique manquant chez les Onychophores comme chez les Arthropodes [1] ; mais Fedorow fait aussi remarquer que seule l'embryologie peut résoudre la question, et annonce qu'il y reviendra plus loin, sans d'ailleurs le faire de façon précise (il critique seulement l'interprétation du neurilemme donnée par Balfour). Les divers auteurs qui ont étudié l'embryologie n'ont pas envisagé le problème ; même Pflugfelder (1949) ne l'aborde pas, et Manton (1949) a limité ses recherches au développement des premiers stades.

Un autre fait se dégage des observations : le neurilemme cérébral embryonnaire englobe complètement les organes infracérébraux. Ceux-ci, par conséquent, sont initialement des enclaves périphériques du cerveau, et leur individualisation chez l'adulte n'est qu'une conséquence de processus de croissance allométrique. Ces rapports ont leur importance ; ils s'ajoutent aux arguments tirés d'une origine embryologique semblable pour justifier un rapprochement avec les organes ventraux des larves de Pycnogonides (Morgan 1893, pp. 20-21, fig. 21 et 26 ; Dogiel 1913, pp. 294 à 296, 726 et seq., fig. 96 à 101, 103 ; Sanchez, 1959 [2]) ; la même remarque est valable pour les organes découverts récemment par Junqua (1963) dans le cerveau d'une Galéode : *Othoes saharae* Panouse.

IV. — Structure des organes chez l'adulte.

a) Le pédoncule. — C'est un territoire d'importance variable, reliant la vésicule au ganglion cérébroïde ; indifférencié chez l'embryon, il acquiert ses caractères distinctifs chez l'adulte, où d'ailleurs il subit une importante évolution. Sa morphologie précise ne peut être connue que par l'étude

1. En réalité, Schneider (p. 452) dit que la névroglie n'est pas démontrée avec certitude.
2. S. Sanchez attribue à Dogiel l'opinion que les organes ventraux des Pycnogonides ont une origine mésodermique ; or, on lit dans le mémoire de Dogiel, p. 272 : « Von ectodermale Bildungen der Pantopodenlarven verdienen die Ventralorgane eine gewisse Beachtung », et, p. 727 : « Die Ventralorgane stellen einstülpte Ectodermbezirk dar ». Il est vraisemblable que Sanchez a été abusée par le mot téloblastique, employé à diverses reprises par Dogiel pour qualifier le rôle de générateur de cellules nerveuses qu'il attribue aux organes ventraux, et qu'il développe p. 727.

de toutes les coupes de séries exécutées dans des plans variés, chez des individus d'âge différent ; le matériel de Buxton s'y prête parfaitement.

Il est compris entre le prolongement du neurilemme qui entoure complètement l'organe, la lame anhiste qui sépare celui-ci du cerveau (qu'on nommera neurilemme secondaire) et, enfin, la basale qui se constitue toujours autour de la vésicule ; ce dernier point, représenté par Duboscq,

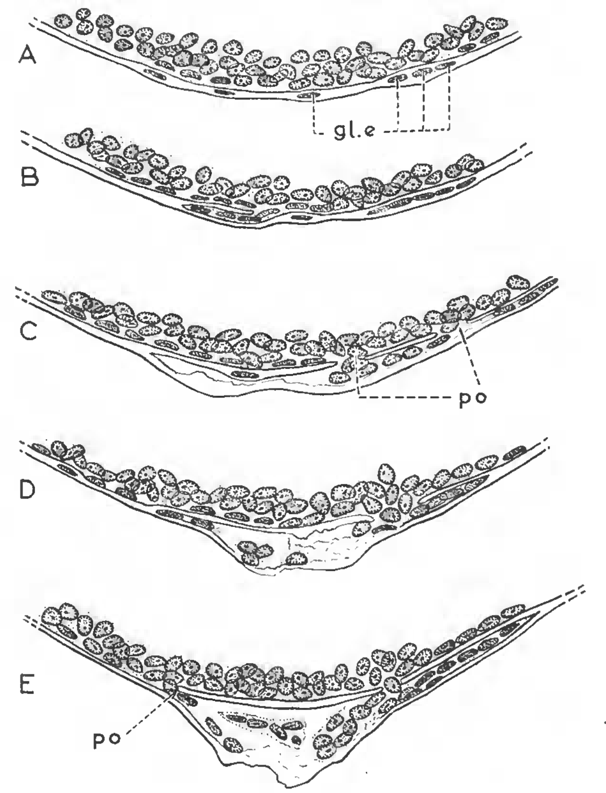


Fig. 1. — Coupes transversales sériées de l'organe infracérébral gauche de *Peripatus* (*Plicatoperipatus*) *jamaicensis* ♂, montrant la séparation des neurilemmes primaire et secondaire. En *A*, les cellules interprétées comme cellules gliales épithéliales (*gl. é*) sont emprisonnées entre les deux lames anhistes ; les autres coupes montrent les pores (*po*) établissant les communications entre cerveau et pédoncule. (× 300).

semble avoir échappé à Dakin. Il s'agit donc d'un territoire autonome. En apparence seulement, car il reste en communication, par des interruptions du neurilemme secondaire (*po*, fig. 1, fig. 2, et 4 *A*), avec le ganglion cérébroïde. Par ces « pores », il y a continuité entre le tissu périphérique cérébral et celui du pédoncule ; Duboscq, et après lui Cuénot (mais plus discrètement), représentent, chez *Opisthopatus cinctipes*, des noyaux fusiformes qui paraissent correspondre à une véritable migration de cellules vers le cerveau, d'où l'interprétation du rôle du pédoncule mentionnée plus haut. Fedorow (1929, p. 317) déclare n'avoir pu déter-

miner, à ce niveau, où finissent les cellules du pédoncule et où commencent celles du cerveau ; il observe aussi des cellules allongées qu'il n'interprète pas, mais précise qu'il n'a pas vu de faisceaux de fibres nerveuses

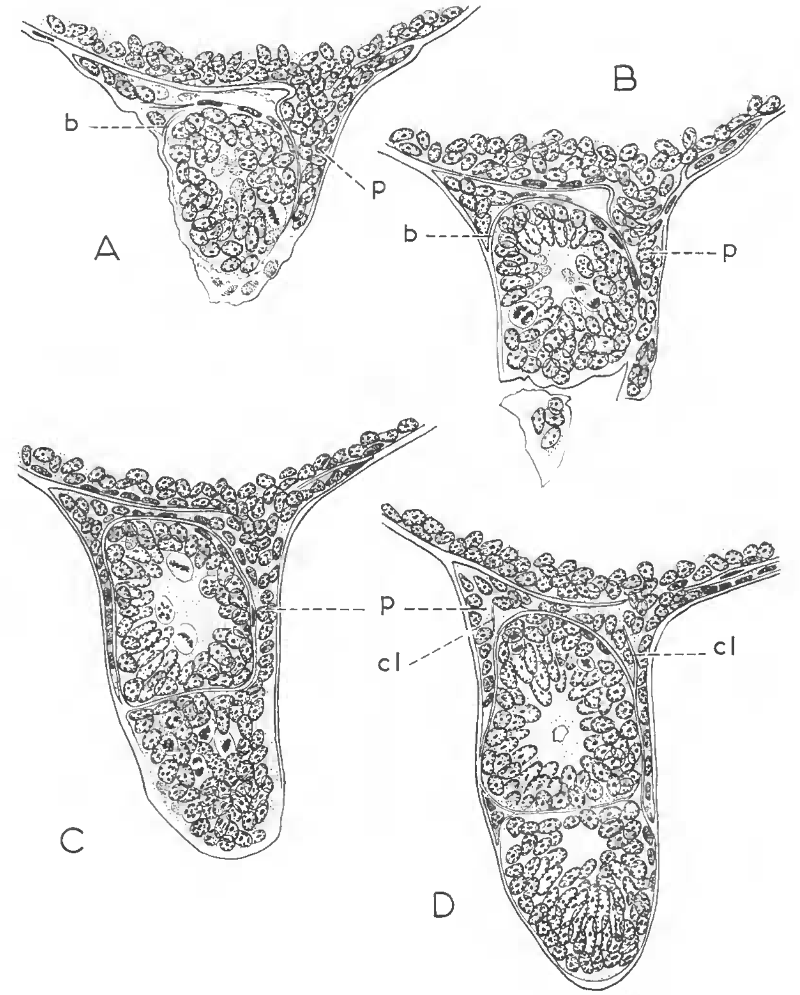


Fig. 2. — Suite de la série précédente (une coupe entre *E*, fig. 1 et *A*, fig. 2, n'a pas été dessinée). Remarquer : 1° à droite, la continuité entre les cellules périphériques du cerveau et celles du pédoncule (*p*), qui embrasse la vésicule ; 2° l'apparition de la basale (*b*) limitant la vésicule ; 3° en *C* et *D*, la division de la vésicule en deux loges séparées par une basale ; 4° la formation de cloisons supplémentaires incomplètes (*cl*) dans le pédoncule ; 5° les nombreuses mitoses. (× 300).

dans cette région (pas plus dans le cerveau que dans le pédoncule), ce qui donne un appui morphologique à l'opinion de Gabe.

Chez les Péripates caraïbes étudiés, les observations confirment celles de Fedorow, en les complétant. Le ♂ de *P. juliformis swainsonae* paraît

représenter, d'après l'épaisseur réduite et l'homogénéité des membranes anhistes, un stade relativement jeune. Les noyaux observés au niveau des communications ne diffèrent en aucune façon des noyaux périphériques du cerveau (cf. fig. 2) ; ils montrent parfois une orientation en gerbes

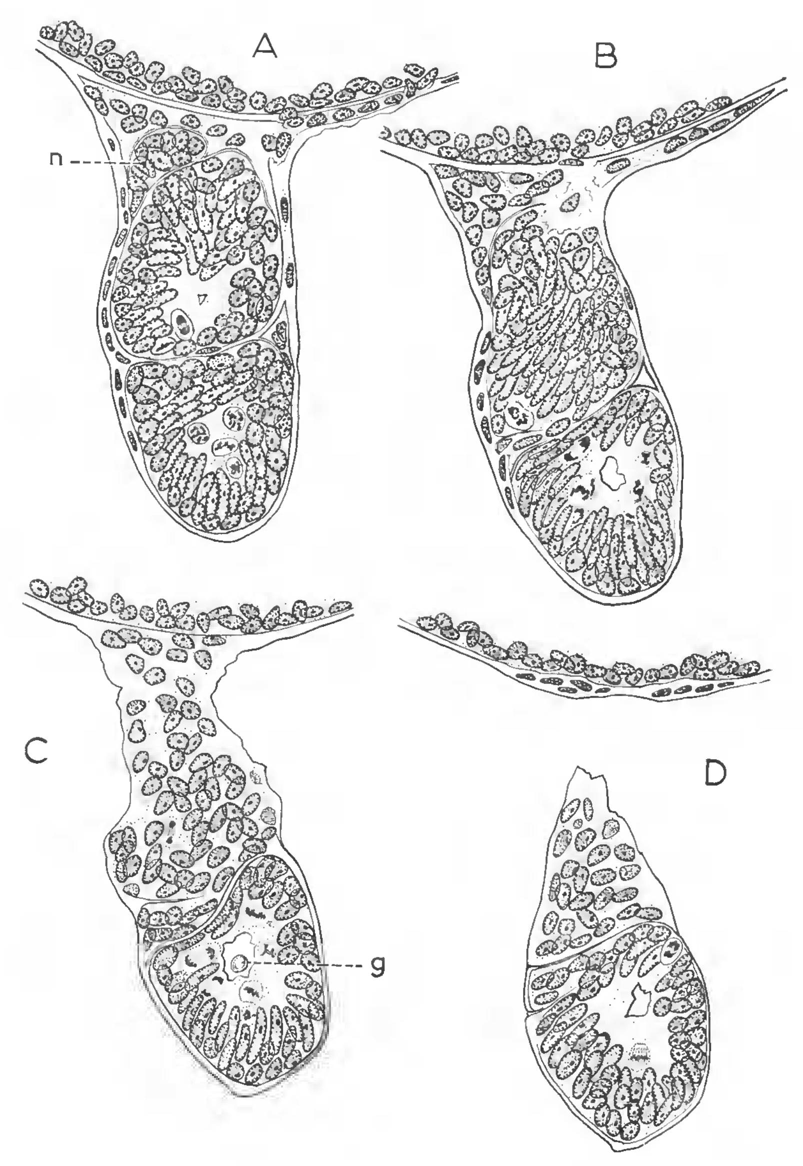


Fig. 3. — Suite de la même série, dont les 4 dernières coupes n'ont pas été dessinées. — *n* (en *A*) : « nid » de cellules interprétées comme cellules neurogliales ; *g* (en *C*) : gouttelette de sécrétion (?). (× 300).

ou en traînées, qui peut faire penser à une migration ; quelques noyaux fusiformes seulement sont visibles de place en place ; ils n'ont jamais l'aspect filiforme figuré par Duboscq. Il n'est pas question de mettre en doute l'exactitude des observations de cet auteur, et il est probable qu'on doive tenir compte de différences dues, soit à des caractères génériques, soit plutôt à des différences d'âge ; on peut admettre que, chez un adulte très jeune, l'organe infracérébral continue à jouer un rôle téloblastique pendant quelque temps. D'autre part, les figures 2 et 3 montrent que les cellules du pédoncule forment un manchon qui entoure complètement la moitié basale de la vésicule, en s'amincissant progressivement ; quelques cellules peuvent même s'étendre sur une partie de la moitié distale (fig. 3, *A-B*) ; les noyaux de ces cellules sont aplatis et pincés entre la membrane externe et la basale vésiculaire, ce qui indique la participation des cellules à l'élaboration des lames anhistes. On retrouve ce caractère chez les ♀ des trois espèces, mais il y est atténué par l'épaississement des membranes.

Enfin, des lamelles anhistes (fig. 2, *cl*), rattachées aux basales préexistantes, subdivisent le pédoncule en petites loges irrégulières, d'abord non séparées les unes des autres. Ces lames s'épaississent, se soudent entre elles, et on arrive à la réalisation d'une membrane épaisse, à structure fibrillaire (ou lamellée ?), dans laquelle persistent des cavités contenant des cellules dont le noyau paraît présenter des caractères pycnotiques [1]. Ces faits sont particulièrement nets chez les ♀ de *P. nicaraguensis isthmicola* (fig. 4) ; on les retrouve chez celle de *P. juliformis swainsonae* ; ils n'avaient pas encore été mentionnés. Une ♀ de *P. jamaicensis* montre en outre des particularités étudiées plus loin (cf. V, involution).

Les caractères précédents conduisent à interpréter le pédoncule comme une région constituée essentiellement par des cellules gliales du type épithélial, c'est-à-dire génératrices de la *lamella neuralis* ; cette potentialité se manifeste déjà dans les organes à membrane mince, où l'on peut voir, à la jonction de celle-ci avec le cerveau, des noyaux aplatis emprisonnés dans la *lamella* (fig. 1) ; elle ne fait que s'accentuer au cours de l'évolution de l'organe, donnant d'abord un recloisonnement secondaire qui aboutit à l'édification d'une membrane très épaisse, provoquant peut-être la dégénérescence des cellules, qui se raréfient. A ces cellules épithéliales s'ajoutent probablement des cellules névrogliques, correspondant aux petits noyaux ovoïdes semblables à ceux des cellules périphériques du cerveau, avec lesquelles elles sont en continuité (fig. 2). L'opinion de Duboscq, qui avait pensé à une névroglie alors que son existence n'était pas encore admise chez les Arthropodes, se trouve donc confirmée au moins sur ce point important.

b) La vésicule. — Ses caractères, chez les espèces étudiées ici, sont ceux qui s'écartent le plus des conceptions classiques : tous les organes adultes décrits jusqu'à présent montrent en effet une vésicule formée d'une chambre unique. Or, chez les trois espèces caraïbes, il y a toujours deux chambres superposées dans chaque organe, et ces chambres sont

1. Mais il faut tenir compte ici de l'insuffisance de certaines fixations.

complètement fermées. Leur séparation est assurée par une basale qui coupe l'organe transversalement ; cette basale peut être continue, ou présenter une interruption, mais les cellules montrent une orientation qui ne laisse aucun doute sur l'indépendance des chambres, dont les cavités ne communiquent pas, au moins au degré de développement correspondant aux animaux étudiés [1].

Chez le ♂ de *P. juliformis swainsoniae*, les deux chambres sont simples (fig. 2 et 3) ; mais chez les ♀ des trois espèces, la chambre distale est à son tour subdivisée en plusieurs loges, comme l'indiquent les figures 4 et 5. La formation de ces loges secondaires paraît résulter d'un plissement de l'épithélium pariétal, nettement visible sur la figure 4 *B*, relative à l'organe d'une ♀ de *P. nicaraguensis isthmicola* ; elle montre la subdivision de la chambre distale en deux loges encore en communication par une zone dépourvue de cellules (les noyaux visibles appartiennent à un plan plus profond). Chez une ♀ de *P. jamaicensis*, on constate même l'existence de trois loges dans la chambre distale (fig. 5). Mais il est remarquable que la chambre proximale reste simple dans tous les cas observés.

Il semble qu'on puisse interpréter les subdivisions comme une conséquence de la multiplication cellulaire qui se poursuit dans l'organe, au moins pendant une grande partie de la vie de l'adulte, et que révèlent les nombreuses mitoses observables. L'espace disponible étant limité par l'inextensibilité de la *lamella neuralis* lorsque celle-ci acquiert une certaine épaisseur, les nouvelles cellules ne peuvent trouver place que par un plissement de l'épithélium, plissement qui maintient une surface utile de sécrétion importante, en réduisant, sans la supprimer, la cavité interne. Cette accumulation des cellules néoformées dans la vésicule montre en outre qu'elles n'émigrent pas dans le cerveau, ni même dans le pédoncule, au moins à ce stade avancé.

La structure de la paroi est conforme à la description de SAINT-RÉMY (p. 251), en ce qui concerne les cellules allongées radialement ; les noyaux, également allongés, sont moins chromophiles que les autres ; ces cellules doivent représenter les éléments sécréteurs de l'organe, car elles apparaissent nettement différenciées. Les cellules périphériques ont des noyaux plus petits, sphériques ou ovoïdes, plus colorables, et qui rappellent ceux des cellules périphériques du cerveau ; ce sont probablement celles que DUBOSCQ mentionne comme formant des nids (*n*, fig. 6) dans la paroi épaissie, encore que leur ségrégation soit ici moins nette que chez *Opisthopatus cinctipes* ; ce sont peut-être des cellules neurogliales. On aperçoit aussi quelques noyaux aplatis, appliqués contre la basale limitante ; ils appartiennent aux cellules qui ont élaboré celle-ci, et qui peuvent s'interpréter comme des cellules gliales épithéliales.

Les pôles apicaux des cellules les plus internes débordent largement

1. Les figures de BALFOUR (pl. XVII, 19 C et D), relatives à *Peripatopsis capensis*, ne montrent qu'une chambre ; mais les plages claires (surtout celle de la fig. D, à gauche) suggèrent la possibilité de divisions secondaires ; d'autre part, sur la figure donnée par Miss HENRY (1948), à la face ventrale du cerveau de *Peripatoides novaezealandiae* (*ventral lobe*, fig. 11, p. 43) un rétrécissement médian pourrait aussi correspondre à l'existence de deux chambres.

dans la cavité de chaque chambre, donnant une large bande cytoplasmique qui remplit presque complètement cette cavité, et ne laisse qu'un espace libre réduit ; dans deux cas, on y voit une gouttelette coagulée (fig. 3 *C*, *g*), qui représente peut-être, soit un début, soit un résidu de

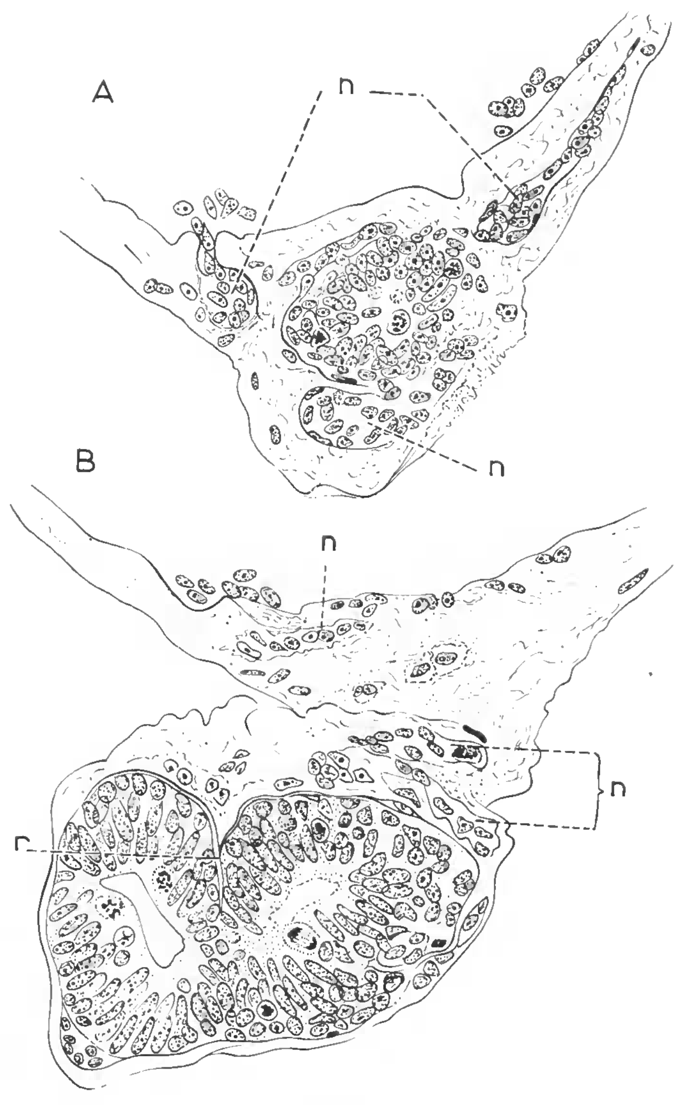


Fig. 4. — *Peripatus* (*Epiperipatus*) *nicaraguensis isthmicola* ♀. — 2 sections parasagittales (séparées par 10 coupes dans la série) d'un organe infracérébral. *A* : coupe presque tangentielle de la chambre proximale, montrant l'épaississement du neurilemme et les cellules du pédoncule (*n*) enfermées dans des alvéoles, dont l'une communique avec le cerveau ; *B* : coupe de la chambre distale, montrant sa division encore incomplète en 2 loges par un repli (*r*) de l'épithélium ; *n* : nids de cellules pédonculaires. (× 370).

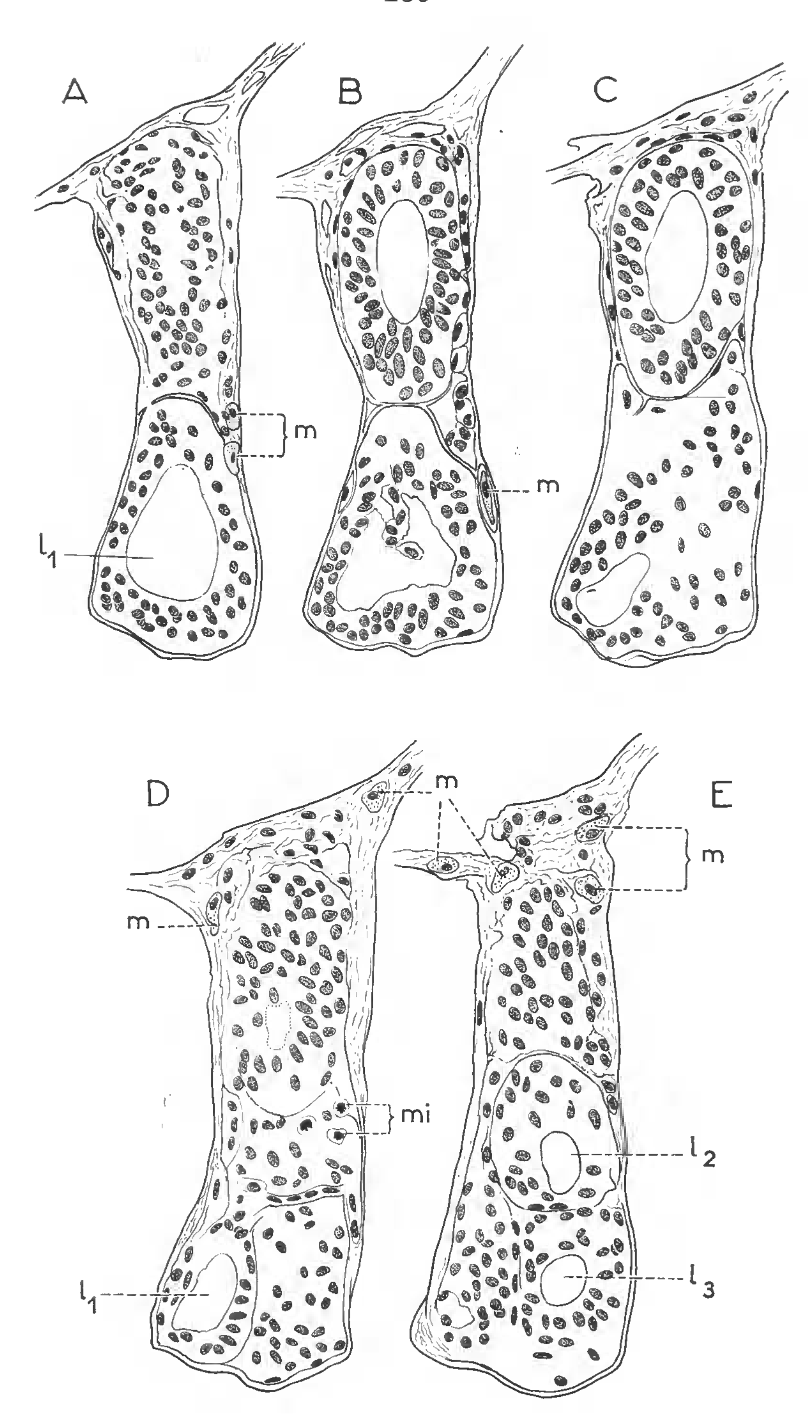
sécrétion[1]. C'est dans cette zone interne que s'observent la plupart des mitoses, qui sont le signe le plus manifeste de l'activité de l'organe chez les exemplaires étudiés. Il y a aussi quelques mitoses périphériques, moins nombreuses ; les cellules qui en dérivent forment vraisemblablement les « nids » de Duboscq.

Chez tous les exemplaires, les épithéliums sont épais, pluristratifiés, et il n'y a pas d'amincissement de la paroi sur une des faces ; ceci indique que les organes se trouvaient, lors de leur fixation, dans une phase de repos du cycle sécrétoire, car, dans les figures de Dakin et de Sanchez représentant un « corps réfringent », celui-ci est refoulé vers le neurilemme (comme dans les organes intracérébraux de la Galéode de Junqua), provoquant un amincissement de l'épithélium, qui disparaît même dans la figure de Sanchez. On peut ainsi supposer que, chez l'exemplaire étudié par Duboscq, dont l'épithélium présente aussi un amincissement caractéristique, une élimination du corps sécrété venait de se produire ; c'est peut-être aussi le cas pour l'organe représenté par Cuénot, où l'on voit un canal faisant communiquer la cavité interne avec l'extérieur, et qui ne peut guère s'expliquer autrement.

V. — Involution des organes infracérébraux.

L'étude des organes d'une ♀ de *P. jamaicensis* conduit enfin à soupçonner l'existence d'une régression importante, qui pourrait même conduire à leur disparition. Il s'agit de la ♀ chez laquelle la chambre distale est divisée en trois loges secondaires (fig. 5), ce qui indique, d'après ce qui précède, une évolution avancée ; les organes sont en outre étirés en longueur, et ont une forme grossièrement cylindrique, leur diamètre atteignant environ 100 μ, pour une longueur de 300 μ (le diamètre perpendiculaire au plan des figures est aussi de 100 μ, car l'organe tient dans 10 coupes de 10 μ d'épaisseur). Les mitoses y sont très rares, les noyaux du pédoncule également, et le neurilemme périphérique, ainsi que le neurilemme secondaire, sont creusés d'alvéoles volumineuses. Or, certaines de ces alvéoles contiennent des cellules géantes, à contour nettement visible (ce qui n'est pas le cas pour les cellules gliales du pédoncule) et dont le cytoplasme abondant contient des granulations colorables, denses, régulièrement réparties, en tous points semblables à celles des hémocytes visibles dans la cavité générale autour des organes (fig. 5 et 6, *m*) ; l'aspect de « fraîcheur » de ces cellules contraste singulièrement avec l'apparence pycnotique de certains noyaux voisins. Ces éléments appartiennent vraisemblablement aux hémocytes du type III de Tuzet et Manier (1958), qui ont mis en évidence leur activité phagocytaire. On peut les interpréter comme de véritables macrophages, d'origine sanguine, ayant envahi la *lamella neuralis* qu'elles détruisent progressivement. Encore que le fait n'ait pas été observé, il est prévisible qu'une telle attaque doit aboutir à la disparition du neurilemme protec-

1. Hypothèse avancée sous toutes réserves, puisque les méthodes histologiques utilisées ne sauraient autoriser aucune conclusion d'ordre biochimique.


A
B
C
m
m
l_1
D
E
m
m
m
mi
l_2
l_1
l_3

teur et à la séparation de l'organe (les macrophages étant surtout abondants dans le pédoncule), qui serait finalement détruit par les hémocytes. Cette conclusion est hypothétique, mais il reste le fait que tous les caractères décrits auparavant conduisent à l'idée d'une véritable involution chez les individus âgés.

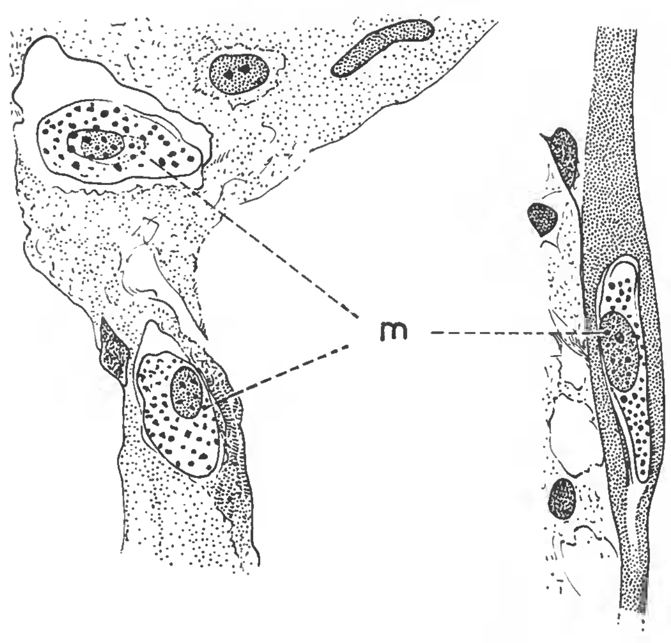


Fig. 6. — Détails de quelques macrophages (*m*) de la fig. 5. (× 1.125).

VI. — Conclusions.

On peut dégager de l'étude précédente un certain nombre de conclusions, relativement à l'interprétation morphologique des organes infracérébraux.

1° Le pédoncule semble devoir être considéré comme un territoire de nature essentiellement névroglique, qui est resté moulé autour de la vésicule, au moins partiellement, lorsque celle-ci s'est séparée de la masse cérébroïde ; une partie de ses cellules sécrète le neurilemme périphérique et le neurilemme secondaire, celui-ci probablement avec des

Fig. 5. — 5 coupes sagittales successives d'un organe infracérébral de *Peripatus* (*Plicatoperipatus*) *jamaicensis* ♀, montrant : 1° la subdivision de la chambre distale en 3 loges secondaires l_1, l_2, l_2 ; 2° l'inclusion d'hémocytes interprétés comme macrophages (*m*) dans la membrane anhiste épaissie et creusée d'alvéoles ; 3° en *D*, les rares figures de division (*mi*) visibles dans l'organe. Nota : les coupes, relatives à une ♀ fixée au formol, sont partiellement décolorées ; les détails cytoplasmiques n'ont pas été figurés, ainsi que les cellules périphériques du cerveau. (× 250).

cellules semblables restées dans le cerveau ; presque toutes conservent la potentialité sécrétoire, et leur activité aboutit à l'épaississement de la *lamella neuralis*, dans laquelle elles finissent par être emprisonnées à l'intérieur de logettes. Le pédoncule reste en liaison avec le cerveau, dont il n'est qu'un prolongement, par des pores du neurilemme secondaire ; il ne paraît pas, chez les adultes étudiés, que de véritables migrations cellulaires existent vers le cerveau (mais cela ne permet pas de nier leur réalité chez des stades plus jeunes, qui n'ont pas été observés).

2° Chez les adultes des trois espèces étudiées, la vésicule, simple à l'origine, est divisée en deux chambres indépendantes, limitées chacune par une basale, la chambre distale pouvant à son tour se subdiviser en loges. Ces divisions secondaires doivent être attribuées à des plissements dus à la multiplication intense de certaines cellules de l'épithélium sécréteur, qui ont conservé des caractères embryonnaires ; ce fait rend peu vraisemblable la migration de cellules vésiculaires vers le pédoncule, et encore moins vers le cerveau.

3° Les modifications structurales des organes (épaississements des lames anhistes, augmentation du nombre de chambres et de leurs loges secondaires), indiquent une évolution continue. Le terme de celle-ci paraît être une involution, traduite par le changement de la forme extérieure, la raréfaction des cellules du type névroglique et des mitoses de l'épithélium sécréteur, et enfin par la pénétration, dans les lames anhistes hypertrophiées, d'hémocytes qui deviennent de véritables macrophages. Il est possible que cette invasion provoque en outre la dégénérescence des cellules, mais aucun des sept exemplaires étudiés n'avait atteint ce degré avancé d'involution.

*
* *

Tous les problèmes posés par les organes infracérébraux sont loin d'être résolus par l'étude précédente ; il reste en particulier à préciser l'origine et la morphologie des cellules du pédoncule (ce qui exige l'emploi de techniques histologiques appropriées), et les processus de transformation de l'organe embryonnaire, car le stade du passage de la vésicule simple initiale à une vésicule dédoublée en deux chambres n'a pas été observé (on peut seulement supposer qu'il se produit rapidement après la naissance). On ne sait pas non plus si ce dédoublement constitue un caractère général, ou s'il est limité à certains taxa (famille, genres ou sous-genres) ; s'il représente un caractère archaïque, ou au contraire acquis secondairement. Dans le premier cas, son absence chez certaines espèces, si elle est confirmée, pourrait s'interpréter comme une forme de néoténie. Enfin, les problèmes relatifs à la physiologie et à la biologie (rôle et cycle de la sécrétion, par exemple), ne pouvaient évidemment être abordés.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum,
61, rue de Buffon, Paris (V^e).

BIBLIOGRAPHIE

Balfour (F. M.), 1883. — The Anatomy and Development of *Peripatus capensis*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 3e sér., **23**, pp. 214-259, pl. XIII. XX.

Bouvier (E. L.), 1905. — Monographie des Onychophores, 1re partie. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, II.

Buxton (B. H.), 1913. — Coxal glands of the Arachnids. *Zool. Jahrb. Iena*, suppl. 14, pp. 231-282.

Clarck (A. H.), 1913. — A revision of the American species of *Peripatus*. *Proc. Biol. Soc. Washington*, **26**, pp. 15-19.

Cuénot (L.), 1949. — Les Onychophores, in Traité de Zoologie P. P. Grassé, t. VI, pp. 1-37.

Dakin (W. J.), 1922. — The infra-cerebral organs of *Peripatus*. *Quart. J. Micr. Sc.*, **66**, pp. 409-417.

Dogiel (V.), 1913. — Embryologische Studien an Pantopoden. *Zeit. wiss. Zool.*, **107**, pp. 575-741, 109 fig. et pl. XVII-XXII.

Duboscq (O.), 1920. — Notes sur *Opisthopatus cinctipes*. II : Les organes ventraux du cerveau. *Arch. Zool. Exp.*, **59**, N. et R., pp. 24-27, fig. 6.

Fedorow (B.), 1926. — Zur Anatomie des Nervensystems von Peripatus. *Zool. Jahrb.*, *Anat.*, **48**, pp. 273-310, 2 pl., 4 fig. — 1929 : *Id.*, **50**, pp. 279-332, 2 pl., 4 fig.

Gabe (M.), 1954. — Sur l'existence de cellules neuro-sécrétrices chez quelques Onychophores. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **238**, pp. 272-274.

Grube (E.), 1853. — Untersuchungen über der Bau von *Peripatus edwardsii*. *Arch. f. Anat., Phys. und wiss. Medic.*, XX, pp. 322-360, Taf. IX-X.

Junqua (C.), 1963. — Sur l'existence de glandes endocrines protocérébrales chez *Othoes saharae* Panouse (Arachnides, Solifuges). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **256**, pp. 3762-3765, 1 pl.

Kennel (J. von), 1888. — Entwicklungsgeschichte von *Peripatus edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp., II. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, **8**, pp. 1-93, Taf. 1-6.

Manton (S. M.), 1949. — The early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology and phylogeny of the Arthropoda. *Philos. Trans. R. Soc. London* (B), **233**, pp. 483-580.

Morgan (T. H.), 1891. — Contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonida. *Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ.*, V.

Pflugfelder (O.), 1948. — Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis* n. sp. *Zool. Jahrb. Anat.*, **69**, pp. 443-492, 51 fig.

Saint-Rémy (G.), 1890. — Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes Trachéates. *Arch. Zool. Exp.* (2), V *bis*, suppl.

Sanchez (S.), 1958. — Cellules neurosécrétrices et organes infracérébraux de *Peripatopsis moseleyi* Wood. (Onychophores) et neuro-secrétion chez *Nymphon gracile* (Pycnogonides). *Arch. Zool. Exp. et Gén.* **96**, N. et R. (2), pp. 57-62, 1 fig.

Sanchez (S.), 1959. — Le développement des Pycnogonides et leurs affinités avec les Arachnides. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **98**, pp. 1-102.

Schneider (K. C.), 1902. — Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, p. xiv et 988, 691 fig., Iéna (Protrachéates, pp. 443-457).

Sedgwick (A.), 1885 à 1888. — The Development of the Cape species of *Peripatus*. *Quart. J. Micr. Sc.*, **25**, pp. 449-468, pl. XXXI-XXXII ; **26**, pp. 175-212, pl. XII-XIV ; **27**, pp. 467-550, pl. XXXIV-XXXVII ; **28**.

Tuzet (O.) & Manier (J. F.), 1958. — Recherches sur *Peripatopsis moseleyi* Wood-Mason, Péripate du Natal, *Bull. biol. Fr. & Belg.*, **92**, pp. 7-23, 7 fig.

Zacher, F., 1933. — Onychophora, in Kükenthal und Krumbach, Handbuch der Zoologie, Bd. 3, H. 2, Teil 2, pp. 79-138, 67 fig.

Zograf (N.), 1892. — Note sur l'origine et les parents des Arthropodes, principalement des Arthropodes trachéates. *Congr. intern. Zool.*, 2e sér., Moscou, Part. 1.